УДК 591.472:591.471.31:599

О. Я. Пилипчук

К ФУНКЦИОНАЛЬНОМУ АНАЛИЗУ ОСТИСТЫХ ОТРОСТКОВ ПОЗВОНКОВ НЕКОТОРЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Строение и функция остистых отростков позвонков у млекопитающих изучены недостаточно, хотя первые работы появились давно (Giebel, 1853; Flower, 1888; Morita, 1912; Gottlieb, 1915; Virchow, 1925 и др.). По представлениям перечисленных исследователей остистые отростки позвонков обеспечивают прочность и подвижность позвоночника. Роль этих отростков в локомоторных движениях животных лучше всего освещена в работах В. Я. Бровара (1935, 1940), Б. И. Домбровского (1935), Слайпера (Slijper, 1936, 1946) и П. П. Гамбаряна (1951, 1972, 1979). Они показали, что для понимания принципов функционирования остистых отростков необходимо знать строение и функцию позвоночного столба в целом и учитывать взаимосвязь между скелетной и мышечной системами. Вопрос о взаимозависимости формы и функции в живых системах в последнее время кроме теоретического обретает прикладное значение (для бионики, спорта и медицины). Для этого важно знать принципы строения и функционирования позвоночника в целом и его отдельных компонентов.

Мы изучали характер статолокомоции и другие нелокомоторные функции у млекопитающих различных систематических групп. Среди них были стопоходящие: обыкновенный еж (*Erinaceus europaeus* L.) — 3, обыкновенная белка (*Sciurus vulgaris* L.) — 2, нутрия (*Myocastor coypus* Mol.) — 4 ондатра (*Ondatra zibethica* L.) — 2, лесная куница (*Martes martes* L.) — 3 и бурый медведь (*Ursus arctos* L.) — 1; пальцеходящие: волк (*Canis lupus* L.) — 4, лисица (*Vulpes vulpes* L.) — 3, лев (*Felis leo* L.) — 1, пума (*Felis concolor* L.) — 1, заяц-русак (*Lepus europaeus* L.) — 3; фалангоходящие: антилопа канна (*Taurotragus oryx* L.) — 1, домашний бык (*Bos taurus* L.) — 2, пятнистый олень (*Cervus nippon* L.) — 1 и домашняя лошадь (*Equus caballus* L.) — 2.

Измеряли длину, ширину, угол наклона остистых отростков, а также проводили рентгенографию их внутренней структуры и анализировали эти данные в связи с типом статолокомоции и образом жизни животного.

С точки зрения биомеханики позвоночный столб млекопитающего следует рассматривать как сложную упругоэластическую несущую конструкцию тела, механические свойства которой обусловлены строением ее тканей: костной, хрящевой, связочной и мышечной. Позвоночник — полифункциональное образование, однако, прежде всего, это — своеобразный мост, соединяющий грудные и тазовые конечности в единый локомоторный аппарат.

Если у водных животных позвоночник почти не испытывает действия силы гравитации, а является только рычагом приложения силы пропульсаторной мускулатуры, то у наземных животных (особенно с поднятием тела над землей и увеличением скорости их передвижения) на позвоночник действуют его собственный вес и вес туловища (при стоянии), а также сила инерции, направленная по его длиннику (при беге). Следовательно, с выходом животных на сушу строение позвоночника определяют масса тела и скорость локомоции. Различия обусловлены характером сочетания ряда показателей: массы тела, продолжительностью периодов статики и движения, а также продолжительностью и скоростью бега и выражаются в неодинаковом соотношении прочности и демпферности позвоночника.

Стато-динамическую характеристику позвоночного столба следует рассматривать как интеграл функций всех его компонентов — жестких, эластических и активносократительных. В связи с этим мы рассматриваем остистые отростки как самые крупные мышечно-связочные отростки позвонков. Они обеспечивают в одни моменты гибкость и подвижность позвоночника, а в другие — его жесткость и устойчивость.

Известно, что у одного и того же животного разные отделы позвоночника обладают различной жесткостью и подвижностью и что наиболее надежным критерием для суждения о характере жесткости и подвижности являются остистые отростки. Наибольшей подвижностью и наименьшей жесткостью обладает шейный отдел. Остистые отростки здесь развиты слабо. В грудопоясничном отделе они самые мощные. Важным фактором является масса головы. Она должна не только двигаться относительно шеи, но вместе с ней быть подвижной по отношению к грудному отделу. Это обеспечивает мышцы и связки, идущие от остистых отростков первых грудных позвонков (холки) к шейным позвонкам и даже к голове. У многих млекопитающих, особенно у копытных, голова довольно массивная. Поэтому у копытных и некоторых хищников (собачьи) над остистыми отростками шейного отдела проходит мощная выйная связка (ligamentum nuchae). Эта связка посредством рычагов — остистых отростков — работает на изгиб шеи вверх, относительно краниального участка грудного отдела позвоночника. Именно у этих животных лучше всего выражен «орган жесткости позвоночного столба» — холка. Остистые отростки холки самые длинные и наклонены каудально. Они являются punctum fixum для выйной связки, посредством которой удерживают шею и голову от опускания вниз. Но холка является и конструкцией «тушащей» реактивные силы, идущие от передних конечностей в момент приземления.

В грудном и поясничном отделах форма остистых отростков иная, чем в шейном, крестцовом и хвостовом — они имеют вид длинных, сагиттально расположенных костных пластинок в продольной плоскости тела животного. Как показали многие исследования, для этих отростков не существует таких мускулов, которые бы по месту своего окончания и по мощности развития соответствовали бы мощным рычагам. Согласно теории В. Я. Бровара (1935) остистые отростки и надостистая связка сравниваются с фермой жесткости (ферма — это конструкция, состоящая из элементов, имеющих форму бруса, в которой эти элементы работают в основном на растяжение или сжатие). Остистые отростки в этой ферме являются балками сжатия, а надостистая связка — балкой растяжения. Функция этой фермы — предотвратить выгибание позвоночного столба, к которому его вынуждает реактивная сила, передаваемая на позвоночник толчком приземлившихся передних конечностей. Жесткость этой фермы повышается с удлинением отростков и утолщением надостистой связки, препятствующей их расхождению при изгибании позвоночника. Увеличение длины остистых отростков является отражением величины сгибательно-разгибательных напряжений в определенных участках позвоночника.

Нас особенно интересовали максимальная длина самых длинных остистых отростков в различных отделах позвоночника и их процентное отношение к длине всего позвоночника, а также наклон отростков (таблица).

Прежде, чем приступить к анализу полученных результатов, необходимо отметить, что степень разрастания остистых отростков хорошо объяснима двумя основными положениями: повышенная нагрузка приводит к увеличению размеров отростка, а пружинные свойства конечностей, от которых передается сглаженная нагрузка — к уменьшению размеров. Другими словами, развитие остистых отростков мы рассматриваем соответственно двум особенностям скелета позвоночника — жесткости и амортизационности.

Исследованные животные резко отличались по типу опоры и скорости передвижения. В соответствии с этим максимальная длина самых

Характеристика остистых отростков позвонков некоторых млекопитающих

Вид	Длина позвоночника, см	Максимальная длина самого длинного остистого отростка, % длины позвоночника			Наклон остистых отростков, град.	
		Шейные	Грудные	Поясничные	Преантиклинальные	Постантиклинальные
Стопоходящие						
Обыкновенный еж	18,0	—	35,6 (3)	28,3	45 (7)	110 (6)
Обыкновенный крот	10,8	—	37,0 (3)	32,2	50—70 (8)	80 (4)
Обыкновенная белка	15,3	—	47,0 (2)	34,2	60—80 (9)	125—130 (3)
Нутрия	39,2	20,9	67,6 (2)	91,8	40 (7)	90 (4)
Ондатра	21,6	9,6	11,3 (2)	18,8	55 (8)	105 (5)
Бурый медведь	106,0	22,1	57,3 (4)	44,5	30—70 (9)	70 (1)
Куница лесная	32,5	28,3	35,0 (2)	21,5	40—80 (8)	135—140 (2)
Пальцеходящие						
Волк	79,5	35,5	88,0 (4)	43,3	35—60 (8)	135 (2)
Лисица	52,0	32,5	63,6 (4)	37,5	40—70 (8)	140 (2)
Лев	127,0	34,9	76,7 (5)	39,3	30—90 (9)	111 (1)
Пума	92,5	32,9	72,9 (5)	35,9	35—80 (9)	115 (1)
Заяц-русак	38,5	11,7	36,7 (4)	22,0	35—60 (7)	140 (3)
Фалангоходящие						
Антилопа канна	222,0	51,0	110,6 (2)	38,8	50—80 (8)	140 (4)
Домашний бык	193,2	51,9	132,6 (2)	39,9	30—70 (6)	70 (2)
Пятнистый олень	109,0	44,4	93,7 (3)	39,5	45—60 (6)	65 (2)
Домашняя лошадь	237,7	22,9	60,5 (4)	20,8	55—65 (4)	110 (1)

Примечание: в скобках указан порядковый номер остистого отростка позвонка данного отдела позвоночника.

длинных остистых отростков, а также положение этих отростков в позвоночном столбе различны как в каждом отделе позвоночника одного животного, так и у различных животных. У стопо- и пальцеходящих млекопитающих из всех отделов позвоночника остистые отростки самые короткие в шейном отделе, немного длиннее они у фалангоходящих. Лучше всего развит 7-й шейный остистый отросток, имеющий вид треугольной пирамиды и направленный вертикально к телу позвонка. У пальце- и фалангоходящих шейные остистые отростки развиты хорошо, у стопоходящих по-разному: у крота, ежа и белки они отсутствуют, у ондатры слабо выражены, у нутрии и медведя умеренно выражены и только у куницы развиты хорошо.

Изменения в развитии остистых отростков у всех млекопитающих мы рассматриваем как морфо-физиологические приспособления, являющиеся усовершенствованием или основной (главной) или дополнительной функции шеи, как органа. В основе всех изменений длины шейных отростков исследованных животных лежит мультифункциональность шейного отдела, при которой одна из функций является главной (придание подвижности голове), а остальные (например, закрепление головы) — второстепенными. Если главная функция шеи изменяется (подвижность головы с тяжелыми рогами у копытных, с мощно развитым

зубным аппаратом у хищников), то параллельно изменениям разных компонентов шеи, связанных с усилением этой главной функции, усиливается развитие остистых отростков позвонков (копытные, хищные). При этом общая функция органа качественно остается неизменной (подвижность головы сохраняется). В случае, если главная функция органа ослабевает (подвижность головы становится лишней) и на ее место становится одна из второстепенных функций (например, закрепощение головы у водных и роющих форм), то функция шеи становится качественно другой и соответственно изменяются остистые отростки позвонков (отсутствуют или уменьшаются — крот, еж, белка и ондатра в нашем исследовании).

Таким образом, одним из направлений развития остистых отростков шейных позвонков у млекопитающих (кроме других приспособлений) является гомологичное видоизменение этих отростков и позвонков в целом, как ответная реакция на воздействие дополнительной, длительно или постоянно действующей нагрузки. Видовые различия длины шейных остистых отростков и различия, связанные с типом опоры животных, касаются, прежде всего, длины 7-го шейного остистого отростка. Наибольшая длина этого отростка характерна для антилопы канны и домашнего быка, затем следуют олень, волк, куница, медведь и нутрия (таблица).

В таблице представлено относительное увеличение максимально длинного остистого отростка грудного отдела позвоночника. Сравнительно с другими отделами позвоночника эти отростки у всех без исключения исследованных нами животных, являются самыми длинными. Наибольшая длина этих отростков у фалангоходящих, меньше у пальцеходящих и самая малая у стопоходящих. Длина отростков равномерно уменьшается в каудальном направлении, вплоть до антиклинального позвонка,* а последние грудные позвонки несут остистые отростки одинаковой длины и только последний из них всегда ниже предыдущих. Грудные позвонки с самыми длинными остистыми отростками у различных животных неодинаковы по счету, однако для представителей одного отряда они изменяются сходно (таблица). Мы уже упоминали, что сильный толчок от передних конечностей обуславливает возникновение реактивной силы, которая стремится изогнуть позвоночник. Эта сила наиболее активное действие проявляет в области 2-го и 3-го (у медведя и лошади — 4-го) грудного позвонка у стопо- и фалангоходящих, 4-го и 5-го — у пальцеходящих. В каудальную сторону напряжение от толчка ослабляется надостистой связкой, которая позволяет выдерживать большие нагрузки. Напряжение надостистой связки прямо пропорционально расстоянию между верхушками остистых отростков соседних позвонков при одинаковом угле флексии.

Понимание роли реактивной силы от передних и задних конечностей позволяет ответить на вопрос, почему остистые отростки в различных участках позвоночника имеют разный наклон. В области сильного сгибания позвоночника при воздействии реактивной силы, исходящей от передних конечностей, остистые отростки шейных позвонков направлены преимущественно краниально, а грудных позвонков (вплоть до антиклинального позвонка) — каудально. В области тазовых конечностей наблюдается сходная картина: поясничные позвонки несут остистые отростки, направленные краниально, а крестцовые — каудально.

Измерение максимальной длины самого длинного остистого отростка в грудном и поясничном отделах указывает на несомненно важное

* 11-й позвонок у стопоходящих, 10-й у пальцеходящих и 14-й у фалангоходящих животных.

значение его у животных (таблица). Эти данные хорошо согласуются с данными о наклоне остистых отростков в градусах к продольной оси позвоночника в пре- и постантиклинальной области позвоночника (таблица).

Уменьшение размеров и массы животных ведет к уменьшению остистых отростков туловищных позвонков (Гамбарян, 1972). Очевидно это говорит о том, что уменьшение массы тела животного снижает требования к прочностным характеристикам позвоночника, как опорной конструкции. При этом усиливается изогнутость позвоночника, в виде арки в тех местах, где необходимо компенсировать снижение жесткости за счет уменьшения высоты остистых отростков. Можно утверждать, что жесткость и в то же время амортизационность позвоночника повышается с удлинением остистых отростков и утолщением надостистой связки, препятствующей их расхождению при выгибе позвоночника. У животных с низкими остистыми отростками, как правило, сильно развита надостистая связка. У тех животных, у которых нет органа жесткости, происходит компенсация этой жесткости значительным развитием (удлинением) остистых отростков и сильном развитии в межостистых пространствах межостистых мышц. Эти мышцы сильно ограничивают возможности относительных экскурсий позвонков, сохраняя в то же время преимущества амортизационного действия этих мышц.

Таким образом, жесткость и амортизационность как бы взаимно дополняют друг друга. Это позволяет позвоночнику не только противостоять динамическим нагрузкам, но и «гасить» их. Позвоночник как бы выполняет функцию жесткого амортизатора, обеспечивающего нормальное функционирование органов и систем организма во время движения животного.

Что касается большей или меньшей величины остистых отростков позвонков в отдельных участках позвоночника, то можно утверждать, что наибольшие изменения в процессе адаптации организмов претерпевают те отростки, которые испытывают относительно большую функциональную нагрузку. Остистые отростки грудного отдела отличаются самой большой индивидуальностью и достигают в процессе эволюции наивысшего развития у копытных.

Все изложенное позволяет сделать следующие выводы:

1. Главное назначение остистых отростков состоит в обеспечении направленности движений позвоночника. Кроме того, эти отростки выполняют функцию амортизатора толчков и сотрясений, испытываемых позвоночником при движении животного. Они содействуют обеспечению амортизации при помощи мышц-разгибателей позвоночника и наличия связок.

2. Развитие и наклон отростков тесно связаны с повышением силовой нагрузки: интенсивности отталкивания и увеличения массы тела.

SUMMARY

The paper deals with a functional analysis of the inclination and development of the spinous processes of vertebrae in certain mammals. These processes are shown to take an active part in providing the necessary pliability and rigidity, mobility and stability to the animal spine. The development and inclination of the spinous processes are closely related with an increase in the force load (the intensity of rejection and increase in the body mass, the degree of the spine flexure manifestation).

Бровар В. Я. Биомеханика холки (в связи с вопросом о роли остистых отростков у позвоночных).— Тр. Моск. зоотехн. ин-та, 1935, 2, с. 217—251.

Бровар В. Я. К анализу соотношений между весом головы и длиной остистых отростков позвонков.— Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии, 1940, **24**, вып. 1, с. 54—75.
Гамбарян П. П. Роль остистого отростка второго грудного позвонка некоторых грызунов.— Зоол. журн., 1951, **30**, вып. 2, с. 165—171.
Гамбарян П. П. Бег млекопитающих. Л. : Наука, 1972. 334 с.
Гамбарян П. П. К биомеханике двигательного аппарата зубра.— В кн.: Зубр (Морфология, систематика, эволюция, экология). М., 1979, с. 301—304.
Домбровский Б. А. Антиклиния у млекопитающих и ее функциональное освещение.— Зоол. журн., 1935, **14**, вып. 1, с. 37—42.
Giebel C. G. Über die Granze zwischen Brust und Lendengegend in der Wirbelsaule der Saugetiere.— Z. Gesamte Naturwiss., 1853, **1**, N 2, S. 261—294.
Gottlieb H. Die Antiklinie der Wirbelsaule des Saugetiere.— Geg. Morph. Jahrb., 1915, **49**, N 1, S. 179—186.
Flower W. H. Eileitung in die Osteologie der Saugetiere. Berlin, 1888. 350 S.
Morita S. Über die Ursachen der Richtung und Gestalt der Thoracalen Dornfortsatze der Saugetiere.— Anat. Anz., 1912, **42**, N 1, p. 1—23.
Slijper E. J. Die Cetaceen, vergleichenden-anatomisch und systematisch.— Capita zoologica, 1936, **7**, 600 p.
Slijper E. J. Comparative Biologic-Anatomical Investigations on the Vertebral Column and Spinal Musculature of Mammals.— Kon. Ned. Akad. Wet., Verh. (Tweede Sectie), 1946, **42**, N 5, p. 1—128.
Virchov H. Die Eigenform der Tigerwirbelsaule.— Z. Anat. und Entwicklunssgesch., 1925, N 78, S. 490—506.

Институт зоологии
АН УССР

Поступила в редакцию
17.IX 1980 г.

УДК 597.6/9

М. К. Джумалиев

ОСОБЕННОСТИ КАПИЛЛЯРНОГО РУСЛА ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА НЕКОТОРЫХ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ

Вопросами капиллярного кровоснабжения занимаются многие исследователи. Однако в большинстве случаев исследователей интересуют закономерности ветвления (классификация) и количественные показатели сравнительно крупных артериальных и венозных сосудов (Касаткин, 1960; Тюняков, 1970 а, б, в). Непосредственно капиллярной трофики пищеварительного тракта исследования касаются в незначительной степени (Камышов, 1960, 1962, 1964; Джумалиев, 1975).

В данной статье устанавливаются особенности капиллярного кровоснабжения фундальных желез желудка и эпителия, выстилающего весь пищеварительный тракт некоторых бесхвостых амфибий. В работе мы не останавливаемся на интенсивности кровоснабжения мышечной оболочки.

Материал и методика. Изучали пищеварительный тракт дальневосточной квакши (*Hyla japonica* Gthr.), в количестве 8 экз. добытой в Приморском крае, и озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.), 10 экз. которой отловлено близ г. Алма-Аты.

Инъекцию сосудов пищеварительного тракта проводили тушью с желатиной по методике П. М. Мажуги и А. Н. Щеголькова, разработанной в Институте зоологии АН УССР.

Были изготовлены тотальные препараты и поперечные срезы (50—100 мкм) через различные отделы пищеварительного тракта. При описании употребляются такие понятия, как двумерная (плоская) капиллярная сеть, независимо от конфигураций, принимаемых ею в складках слизистой, и трехмерная (объемная) сеть капилляров.

Дальневосточная квакша. В коротком пищеводе (длина около 1 см) 20—30 узких невысоких, слабо оформленных продольных складок. В слое собственно слизистой складок имеется редкоячеистая двумерная сеть (рис. 1, *А*) капилляров и мелких кровеносных сосудов. Каких-либо различий в трофике складок и углублений между ними не замечено (таблица).